Untersuchungen über die Bestäubungsverhältnisse südeuropäischer Pflanzenarten, insbesondere solcher aus dem österreichischen Küstenlande

(Erster Teil)

von

Dr. Karl Fritsch.

(Mit 1 Tafel und 3 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 17. Oktober 1912.)

Vorwort.

Während die mitteleuropäische und namentlich auch die alpine Flora durch die grundlegenden Beobachtungen von Hermann Müller, A. v. Kerner u. a. in bezug auf Bestäubungseinrichtungen der Blüten schon ziemlich gut durchforscht ist, gibt es in Südeuropa, insbesondere im mediterranen Gebiet, noch viele Hunderte von Pflanzenarten, deren Blüteneinrichtungen noch ganz unbekannt sind, wenn auch mehrere italienische Botaniker, allen voran Delpino, später aber Nicotra, Scotti u. a. in dieser Richtung zahlreiche Untersuchungen vorgenommen haben. Um nur ein Beispiel herauszugreifen, fehlen allein von den im österreichischen Küstenlande vorkommenden Arten von Leguminosen nahezu 100 ganz in Knuth's »Handbuch der Blütenbiologie«, welches doch eine mit überaus großem Fleiße zusammengestellte Liste aller bis zum Erscheinen dieses Werkes bekannt gewordenen Tatsachen enthält.

Unter diesen Umständen lag für mich, nachdem ich mich schon in Steiermark mit blütenbiologischen Untersuchungen

und Beobachtungen beschäftigt hatte,¹ der Gedanke sehr nahe, mich in das von Graz aus verhältnismäßig rasch erreichbare Küstenland zu begeben, um dort blütenbiologische Beobachtungen anzustellen. Die Untersuchung des Blütenbaues der einzelnen südeuropäischen Pflanzenarten konnte ja, soweit es sich um in botanischen Gärten kultivierte Arten handelte, auch in Graz in aller Ruhe vorgenommen werden. Anders steht es aber mit der Feststellung des Insektenbesuches, der naturgemäß nur in der Heimat der betreffenden Pflanzen mit Erfolg studiert werden kann. Denn der Insektenbesuch der in botanischen Gärten kultivierten Arten von Mediterranpflanzen ist doch nur ein zufälliger und beweist nichts in bezug auf die tatsächlichen Bestäuber im Verbreitungsgebiet derselben. Außerdem waren naturgemäß viele Arten, deren Untersuchung wünschenswert erschien, überhaupt nicht lebend in Graz zu haben.

Um nun möglichst viele zu verschiedenen Jahreszeiten blühende Pflanzenarten im Freien beobachten zu können, reiste ich im Laufe des Jahres 1906 dreimal nach Triest, um von dort aus Exkursionen zu machen. Die erste Reise unternahm ich am 23. April, blieb die beiden folgenden Tage in Triest und Umgebung, fuhr dann am 26. April nach Pola, um dort vier Tage hindurch zu beobachten und Material zu sammeln, und reiste am 30. April nach Graz zurück. Die zweite Reise erstreckte sich auf die Zeit vom 26. Juni bis 3. Juli. Ich beobachtete während dieser Zeit in den Umgebungen von Triest, dann auch bei Duino und Sistiana. Auch Pflanzen aus dem sehr reichhaltigen botanischen Garten in Triest, welche mir Herr Direktor Marchesetti in liebenswürdigster Weise zur Verfügung stellte, wurden untersucht. Die dritte Reise dauerte vom 25. September bis 2. Oktober. Sie war hauptsächlich der Herbstflora der Umgebung von Triest gewidmet. Eine Exkursion auf den Monte Santo bei Görz am 30. September bot, da die Vegetation dort schon weit vorgeschritten war, nur wenig.

¹ Fritsch, Beobachtungen über blütenbesuchende Insekten in Steiermark, 1904. Verhandlungen der zoolog.-botan. Gesellschaft, 1906, p. 135 bis 160. — Fritsch, Blütenbiologische Untersuchungen verschiedener Pflanzen der Flora von Steiermark. Mitteilungen des naturwiss. Vereines für Steiermark, Jalurgang 1905, p. 267 bis 282.

Im ganzen wurden annähernd 60 Pflanzenarten in bezug auf ihre Blüteneinrichtungen untersucht. Außerdem wurden an mehr als 100 Pflanzenarten Beobachtungen über den Insektenbesuch gemacht, deren Blüteneinrichtungen entweder schon bekannt sind oder wegen der Kürze der Zeit nicht näher untersucht werden konnten. Insekten, die an Ort und Stelle sofort mit Sicherheit erkannt werden konnten, wurden in der Regel nicht gefangen, sondern nur notiert. Alle jene Insekten aber, deren Artzugehörigkeit an Ort und Stelle nicht mit Sicherheit zu erkennen war, wurden gefangen und präpariert. Für die Bestimmung der gesammelten Insekten bin ich folgenden p. t. Herren sehr zu Dank verpflichtet: J. D. Alfken in Bremen (einige kritische Apiden), A. Handlirsch in Wien (Hemipteren), Fr. Hendel in Wien (Dipteren), F. Kohl in Wien (Hymenopteren), K. A. Penecke in Czernowitz (Coleopteren) und H. Rebel in Wien (Lepidopteren). Insekten, die beim Fang entwischten oder die aus irgendeinem Grunde nicht genauer bestimmt werden konnten, wurden wenigstens mit ihrem Gattungsnamen oder, wenn auch dieser nicht festzustellen war, mit dem Namen einer Gruppe höherer Ordnung verzeichnet.

Die Anordnung und Nomenklatur der Pflanzen richtet sich in der vorliegenden Arbeit nach der zweiten Auflage meiner »Exkursionsflora für Österreich« (1909); für die in diesem Werke nicht enthaltenen Arten wurde in jedem einzelnen Falle die Nomenklatur nach den internationalen Regeln festgestellt. Schwieriger war die Frage der Insektennomenklatur zu lösen. Im allgemeinen richtet sich die Benennung der Lepidopteren nach dem Katalog von Staudinger-Rebel, jene der Hymenopteren nach dem »Catalogus Hymenopterorum« von Dalla Torre, die der Coleopteren nach der im Jahre 1906 erschienenen Ausgabe des »Catalogus Coleopt. Eur.« von Heyden, Reitter und Weise. Für die Dipterennomenklatur diente als Richtschnur das klassische Bestimmungsbuch von Schiner (»Fauna Austriaca. Die Fliegen«). Ein Stern (*) vor dem Namen eines Insektes bedeutet, daß dieses in einer größeren Anzahl von Individuen auf den Blüten der betreffenden Pflanzenart beobachtet wurde; zwei Sterne (**) weisen auf eine besonders große Individuenzahl der Insektenart hin.

Verschiedene Umstände verursachten die lange Verzögerung der Publikation meiner schon im Jahre 1906 gewonnenen Ergebnisse. Einerseits war ich selbst durch andere unaufschiebbare Arbeiten und Berufspflichten sehr in Anspruch genommen; andererseits mußte ich warten, bis die gesammelten Insekten bestimmt waren. Die meisten Bestimmungen erhielt ich zwar schon vor mehreren Jahren; dagegen sind sie z. B. für einen Teil der Coleopteren heute noch immer ausständig. Da nunmehr schon sechs Jahre seit dem Beobachtungsjahr verstrichen sind, möchte ich die Veröffentlichung nicht noch länger verzögern. Deshalb entschloß ich mich zur Teilung der Publikation. Der vorliegende erste Teil umfaßt nur die Resultate der Untersuchung des Blütenbaues dreier Pflanzen: der zwei allein untersuchten Monocotylen Ruscus aculeatus L. und Serapias cordigera L. und der einzigen untersuchten Pflanze aus der Gruppe der apetalen Dicotylen, Cytinus hypocistis L. Die folgenden Teile der Publikation sollen die zahlreichen von mir in blütenbiologischer Hinsicht studierten Dialypetalen und Sympetalen behandeln. Am Schlusse möchte ich dann eine Liste der auf den drei kleinen Reisen des Jahres 1906 im Küstenlande als Blütenbesucher beobachteten Insekten geben, insoweit diese nicht schon bei den einzelnen ausführlicher besprochenen Pflanzenarten aufgeführt wurden.

Für die Herstellung der auf der beigegebenen Tafel reproduzierten Zeichnungen bin ich Herrn Dr. F. Knoll und Fräulein Dr. M. Urbas zu Dank verpflichtet. Ersterer zeichnete die auf *Serapias*, letztere die auf *Cytinus* bezüglichen Figuren.

Ganz besonderen Dank schulde ich aber der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, welche mir durch eine aus den Erträgnissen der Ponti-Stiftung gewährte Subvention die dreimalige Bereisung des österreichischen Küstenlandes ermöglichte.

Besprechung der in bezug auf ihren Blütenbau untersuchten Pflanzen (Monocotylen und Apetalen).

Liliaceae.

Ruscus aculeatus L.

Als ich am 27. April 1906 den Kaiserwald bei Pola besuchte, war dort Ruscus aculeatus reichlich mit Früchten besetzt, aber fast vollständig verblüht. Nur an einem Exemplar, welches schon zwei reife, durch die prachtvolle Rotfärbung sehr auffallende Früchte trug, fand ich noch eine vereinzelte weibliche Blüte. Ich untersuchte dieselbe an Ort und Stelle; da ich aber keine männlichen Blüten mehr fand, so ersuchte ich einige Jahre später Herrn Direktor R. Solla in Pola, mir zur Blütezeit frisches Material einzusenden. Ich kam durch dessen Güte in den Besitz mehrerer frischer Zweige, an welchen ich die männlichen und weiblichen Blüten eingehender untersuchen konnte, Durch Herrn Dr. B. Kubart erhielt ich dann auch noch blühendes Material aus Duino zur Untersuchung. Die Ergebnisse teile ich hier mit, da ich in der Literatur nur spärliche Notizen fand, die sich auf die blütenbiologischen Verhältnisse bei dieser Art beziehen, aber keine nähere Beschreibung des Baues ihrer Blüten.

Die Blüten sind, wenigstens für das menschliche Auge, höchst unauffällig, ja oft zwischen den zahlreichen Phyllokladien geradezu schwer zu entdecken. Ihre sechs Perianthblätter sind vollständig ausgebreitet; manchmal liegen sie (wenigstens die drei äußeren) dem Phyllokladium dicht an; in anderen Fällen liegt nur eines der äußeren dicht auf dem Phyllokladium, so daß die Blüte schief absteht. Diese Lage wird namentlich durch das Vorhandensein einer zweiten Blütenknospe bedingt; fehlt diese, so stehen die Perianthblätter gewöhnlich alle ungefähr parallel mit dem Phyllokladium, auch wenn sie diesem nicht angepreßt sind. Die drei inneren Perianthblätter sind oft nicht ganz horizontal ausgebreitet, sondern sie stehen etwas mehr ab oder sie sind sogar leicht zurückgebogen. Übrigens liegen auch die drei äußeren Perianthblätter

keineswegs immer ganz flach, sondern sie sind oft derart gekrümmt, daß ihre Oberseite konvex erscheint.

Da die Phyllokladien häufig eine annähernd vertikale Stellung einnehmen, so liegen auch die Perianthblätter der geöffneten Blüte oft nahezu in einer vertikalen Ebene, d. h. also, die Blüten sind nach seitwärts gerichtet. Übrigens stehen die meisten Phyllokladien an schräg aufgerichteten oder stärker abstehenden Zweigen, so daß die Blüten dann mehr oder weniger schief gegen den Horizont geneigt sind. Die Knospenlage der äußeren Perianthblätter ist klappig,¹ die der inneren offen.

Die Färbung der Perianthblätter variiert von einem blassen, schmutzigen Grün bis zu einem ziemlich intensiven Violett. An dem frischen Material aus Pola fiel mir auf, daß die männlichen Blüten intensiver violett gefärbt waren als die weiblichen. An den blühenden Zweigen aus Duino war aber ein Unterschied in der Färbung des Perianthiums zwischen den männlichen und weiblichen Blüten nicht wahrzunehmen. An den dunkelsten männlichen Blüten (aus Pola) waren die drei äußeren Perianthblätter oberseits mit Ausnahme ihrer Spitze ganz violett, die inneren oberseits trüb violett, unterseits grünlich mit violetten Rändern.² An anderen männlichen Blüten fand ich die äußeren Perianthblätter blaßgrünlich und nur gegen den Grund in mehr oder weniger violett überlaufen, die inneren aber ebenso gefärbt wie bei den eben beschriebenen dunkelsten Blüten. Wieder andere männliche Blüten hatten, wie die meisten weiblichen Blüten, ganz blaßgrüne Perianthblätter, an denen nur mit der Lupe zahlreiche violette Pünktchen bemerkbar waren, welche von lokalisiertem Anthokyan herrührten. Die inneren Perianthblätter sind manchmal auch an den weiblichen Blüten ziemlich stark violett überlaufen.

¹ Bentham und Hooker, Genera plantarum, III, p. 764, schreiben über das Perianthium der Gattung Ruscus: »Segmenta distincta, 3 exteriora ovata subvalvata demum patentia, 3 interiora in alabastro inclusa, multo minora.«

 $^{^2}$ In »Deutschlands Flora« von Sturm, I. Abteilung, 41. Heft, ist diese Färbung des Perianthiums in Figur E recht gut wiedergegeben, ebenso auch in den Figuren D, F und G die Färbung der Filamentröhre. Dagegen sind in Thomé's »Flora von Deutschland« (Auflage von 1886), Band I, Tafel 114, die Ruscus-Blüten irrtümlich ganz grün dargestellt.

Die von den verwachsenen Filamenten der männlichen, beziehungsweise von den Staminodien der weiblichen Blüte gebildete Röhre ist an ihrer Außenseite intensiv violett oder fast schwarz gefärbt, ebenso die Antheren (solange sie geschlossen sind!) und die Narbe. In den Antheren ist es die Epidermis, deren Zellen durch gelöstes Anthokyan lebhaft violett gefärbt sind, wie das für Hemerocallis fulva L. bekannt ist. Im geöffneten Zustande sehen die Antheren der Pollenfärbung wegen gelblichweiß aus. Die Staminodialröhre der weiblichen Blüte endigt oben in einen weißen häutigen Saum, der kragenförmig den hell gefärbten Griffel umgibt. Der (von außen nicht sichtbare) Fruchtknoten ist weißlich.

Die Pollenkörner sind im trockenen Zustande dick spindelförmig, etwa von der Gestalt der *Citrus*-Samen, im gequollenen Zustande fast rundlich. Die Exine ist feinkörnig-runzelig wie bei vielen anderen Liliifloren; auch die charakteristische Längsfalte ist vorhanden.²

Auffallend ist die stark papillöse Ausbildung der Epidermiszellen sowohl an den Perianthblättern als auch an der Außenseite der Filamentröhre. Das Anthokyan ist in den äußeren Perianthblättern auf einzelne Zellen beschränkt, zwischen welchen viele ungefärbte Zellen liegen; in den inneren Perianthblättern der gut ausgefärbten männlichen Blüten führen die meisten, in der Filamentröhre wohl alle oberflächlich gelegenen Zellen Anthokyan. Sehr oft sind die vorspringenden Papillen auch dort, wo sonst starke Anthokyanfärbung herrscht, farblos oder doch schwächer gefärbt. Viele Epidermiszellen und namentlich auch die Papillen weisen Cuticularleisten auf. Sowohl die Perianthblätter als auch die Filamentröhre enthalten zahlreiche Raphiden, die aus kräftigen, sehr langen Krystallnadeln bestehen. In den Perianthblättern liegen die Raphidenbündel stets annähernd parallel mit dem Mittelnerven.

Die von Hildebrand³ erwähnte Ähnlichkeit der männlichen Ruscus-Blüten mit weiblichen Blüten ist in der Tat

¹ Vgl. Strasburger, Botanisches Praktikum, 4. Auflage, p. 527.

 $^{^2\ \}mathrm{Vgl.}$ H. Fischer, Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner, p. 30 ff.

³ Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft, XXIII, p. 369 (1905).

täuschend. Wer noch nie Ruscus-Blüten gesehen hat, wird bei flüchtiger Betrachtung zunächst alle Blüten für weibliche halten. weil die Filamentröhre einen Fruchtknoten und die Antheren eine sitzende Narbe vortäuschen. Hildebrand erwähnt den Fall unter den »nutzlosen Eigenschaften an Pflanzen«. Bei teleologischer Betrachtungsweise wird es auch tatsächlich kaum gelingen, eine plausible Erklärung dieser Eigentümlichkeit zu finden. Die Sache wird aber sofort begreiflich, wenn man ihr vom phylogenetischen Standpunkte aus beizukommen sucht. Da die Liliaceen zumeist Zwitterblüten haben, besteht wohl kein Zweifel darüber, daß die Diklinie bei Ruscus eine sekundäre, also erst nachträglich erworbene Eigenschaft darstellt. Damit steht im besten Einklange, daß mehrere Autoren¹ bei Ruscus eine unvollkommene Trennung der Geschlechter nachgewiesen haben, indem als Rückschlagsformen auch Zwitterblüten vorkommen können. Als phylogenetisch ursprüngliche Blütenform von Ruscus ist eine Zwitterblüte zu denken, bei welcher die bandartig verbreiterten Filamente miteinander verwachsen sind und die durch diese Verwachsung entstandene Filamentröhre den Fruchtknoten enge umgibt.² Die männliche Blüte entstand aus diesem Urtypus der Ruscus-Blüte durch Verkümmerung des Gynaeceums, welches nun nicht mehr den Raum innerhalb der Filamentröhre ausfüllt. Trotzdem blieb die Gestalt der letzteren erhalten. Die weibliche Blüte entstand durch Verkümmerung der Antheren, während die Filamentröhre erhalten blieb. Diese ist übrigens in der weiblichen Blüte keineswegs »nutzlos«, sondern sie dient einerseits als schützende Hülle für den Fruchtknoten, andererseits wegen ihrer violetten Färbung als Schauapparat.

Die männliche Blüte fällt nach der Anthese als Ganzes ab, so wie sie bei Sturm, l. c., in Figur E dargestellt ist. An der weiblichen Blüte bleiben die Perianthblätter nach dem Verblühen stehen und vertrocknen; sie umgeben also die junge

¹ Vgl. insbesondere Marcello, Sulla divisione dei sessi nel genere Ruscus. Bolletino dell'orto botanico di Napoli, I, p. 402—403.

² Die verwandten Gattungen *Danae* und *Semele* haben diesen Urtypus der Zwitterblüten beibehalten; sie haben sogar noch die normalen sechs Staubblätter der Liliaceen.

Frucht. Die Staminodialröhre wird durch das Wachstum der letzteren bald in mehrere Lappen zerrissen, umgibt aber kragenförmig die Basis der jungen Frucht.

Über den Insektenbesuch der Blüten von Ruscus aculeatus L. Beobachtungen zu machen, hatte ich aus den eingangs erwähnten Gründen keine Gelegenheit. Jedoch ist nach den Angaben von Zodda² und Scotti³ nicht daran zu zweifeln, daß die Bestäuber Dipteren sind.

Orchidaceae.

Serapias cordigera L.

Der Freundlichkeit des Herrn Dr. Netolitzky verdanke ich prächtiges frisches Material von dieser eigenartigen Orchidee, welches Herr Dr. Micko bei Ajaccio in Korsika im Mai 1906 sammelte. Ich will zunächst die Blüteneinrichtung ohne Rücksicht auf die über den Gegenstand existierende Literatur, also ausschließlich nach meinen eigenen Untersuchungen, beschreiben.

Die trüb-purpurbraune Farbe der Blüten scheint zunächst auf eine Anpassung an den Besuch von Dipteren hinzudeuten; der Blütenbau aber läßt sich mit einer solchen Annahme wohl kaum in Einklang bringen. Der auffälligste Teil der Blüte ist das apikale, herabhängende Glied der Honiglippe. Dieses ist es auch, welches die erwähnte Färbung zeigt. Die aufgebogenen Seitenlappen des basalen Gliedes der Honiglippe sind noch dunkler, fast schwarzviolett. Die drei äußeren Perigonblätter haben an der Außenseite dieselbe Färbung wie die sehr großen Brakteen: ein grauliches Lila. Beiderlei Organe haben auffallende Längsnerven. An der Innenseite sind die drei äußeren Perigonblätter gegen den Grund zu schwarzviolett und glänzend. Die zwei seitlichen inneren Perigonblätter sind verhältnis-

¹ Das ist schon von Nees (Genera plantarum florae germanicae, Pl. monocot., Vol. II, in Fig. 11 der *Ruscus*-Tafel) ganz gut dargestellt worden.

² Zodda, I fiori e le mosche. Atti e rendiconti dell'Accademia Dafnica di Acireale, VIII (1900) [Sep.-Abdr. p. 7].

³ Scotti, Contribuzioni alla biologia fiorale delle Liliislorae, II, Ann. di botan., II (1905), p. 507.

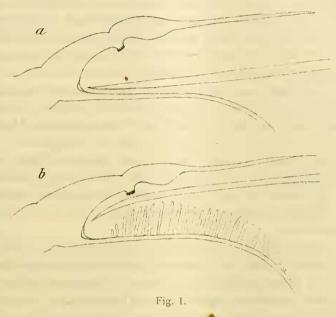
mäßig sehr klein und erst nach dem Abheben der äußeren Perigonblätter sichtbar. Die Spindel der Infloreszenz ist stellenweise violett überlaufen. Das Ende dieser Spindel tritt neben der obersten Blüte als kurzes Spitzchen deutlich hervor. An einem Exemplar war diese Spitze der Infloreszenzachse als ein 2 cm langes, etwas dickliches, lineal-spindelförmiges Organ von hellvioletter Färbung entwickelt.

Durch das feste Zusammenschließen der fünf zu einem Helm vereinigten Perigonblätter sowie durch die Aufbiegung der sehr steifen Seitenlappen des Basalgliedes der Honiglippe, welche mit ihren oberen Rändern einander berühren, entsteht eine ganz geschlossene Röhre nach Art der zygomorphen Gamopetalen-Blumenkronen (vgl. Taf. I, Fig. 1 und 2). Am Grunde des ganz dunklen Schlundes der Blüte liegen die von außen kaum sichtbaren Sexualorgane, die ebenfalls violett gefärbt sind. Die Antheren besitzen einen langen, spitzen Konnektivfortsatz, der das Rostellum sehr bedeutend überragt. Unterhalb des Rostellums befindet sich die glänzende, klebrige Narbe.

Sehr interessant ist die Haarbekleidung am Schlunde der Blüte. Sie besteht aus anfangs steifen, gerade abstehenden Haaren, welche aber später kollabieren und daher an alten Blüten viel weniger auffallend sind. Diese Haare finden sich in der Mitte des Grundes des apikalen Gliedes der Honiglippe, ebenso in der Mitte des basalen Gliedes; auch die Innenseite der aufgebogenen Seitenlappen der Honiglippe ist mit kurzen Härchen besetzt. Übrigens kollabieren die am apikalen Glied der Honiglippe stehenden Haare früher als jene des Blütenschlundes, die ziemlich lange frisch bleiben. Die Haare sind einzellig, erreichen aber bedeutende Dimensionen, nämlich eine Länge von 0.7 bis 1.2 mm und eine beiläufige Dicke von 0.05 mm. Die Haare haben, namentlich gegen ihre Spitze zu, zahlreiche knötchenartige Hervorragungen (Fig. 5 auf Taf. I). Der Zellinhalt der Haare enthält oft Anthokyan. — Anmerkungsweise sei noch erwähnt, daß die Honiglippe Raphiden enthält.

Soweit der tatsächliche Befund an den untersuchten Blüten von *Serapias cordigera* L. Ich habe nur noch eine Tatsache hinzuzufügen, daß ich nämlich an einigen Blüten die Antheren leer fand, ohne konstatieren zu können, auf welche Weise die Pollenmassen entfernt worden waren.

Würde nun in der *Serapias-*Blüte, und zwar in dem Winkel zwischen Honiglippe und Säule, Honig ausgeschieden werden, so wäre der Blütenbau ohne weiteres verständlich. Die Blüte



Schematischer Längsschnitt durch die Blüte von Serapias cordigera. In a sind die Trichome weggelassen und die Lage der Zunge eines einfahrenden Insektes angedeutet, wie sie sich beim Fehlen der Trichome wahrscheinlich herausstellen würde. In b ist die durch das Vorhandensein der Trichome bedingte Lage der Insektenzunge in nächster Nähe der Sexualorgane dargestellt.

würde dann an den Besuch langrüsseliger Apiden angepaßt sein. Die Trichome auf der Honiglippe würden verhindern, daß das Insekt seine Zunge unmittelbar über der Honiglippe einführt (Fig. 1a). Daß diese Haare eine solche Aufgabe erfüllen können, ergibt sich aus ihrem Bau, insbesondere aus den zahlreichen knötchenförmigen Vorsprüngen derselben. Infolge des

¹ Es ist gewiß kein Zufall, daß gerade in Blüten solche Haare mit knotigen Vorsprungsbildungen so häufig sind. Man vergleiche in der bekannten Arbeit von

Vorhandenseins dieser Trichome könnte die Zunge des Insektes nur in nächster Nähe der Antheren und der Narbe eingeführt werden (Fig. 1b). Dasselbe gilt von kleineren, etwa hineinkriechenden Insekten, welche natürlich auch nicht über die borstig behaarte Honiglippe, sondern über die Kolumna kriechen würden. Kirchner, der die nahe verwandte Serapias longipetala (Ten.) Pollini genau untersuchte, fand in den Blüten dieser letzteren Art einen größeren Käfer und eine Osmia und vermutet, daß »die Blüten von manchen Insekten als zeitweises Obdach benutzt und hierbei bestäubt werden«. Delpino² sprach die Vermutung aus, daß die beiden Schwielen am Grunde der Honiglippe eßbar seien; ich muß gestehen, daß ich von dieser Angabe nichts wußte, als mir das frische Serapias-Material vorlag und ich daher leider eine darauf bezügliche Untersuchung unterließ. Daß Honig in den Serapias-Blüten nicht ausgeschieden wird, darüber sind alle Autoren einig.3 Bestätigt sich die Annahme von Delpino, dann wäre obige Erklärung des Blütenbaues ebenso berechtigt wie im Falle der Honigausscheidung.

Jedenfalls habe ich — ebenso wie Kirchner bei Serapias longipetala — nicht den Eindruck gewonnen, daß in den Blüten spontane Selbstbestäubung stattfindet, wie sie manche Forscher für Serapias-Arten angeben.⁴ Weitere Forschungen, namentlich Beobachtungen über den faktischen Insektenbesuch, werden jedenfalls noch notwendig sein, obschon bereits eine ausführliche Darlegung des Gegenstandes von Zodda⁵ vorliegt.

A. Weiß, »Die Pflanzenhaare« die Figuren 56 (Brunfelsia eximia), 71 (Lamium album), 108 (Glechoma hederacea), 285 (Salvia gesnerifolia) u. a. m.

¹ Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, 56. Jahrgang, p. 354—356 (1900).

² Delpino, Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale (Atti della società italiana d. sc. nat. in Milano, XVI, p. 210, und XVII, p. 312), 1873—1874. — Vgl. auch Pandiani, I fiori e gli insetti (Genova 1904), p. 81.

³ Delpino, l. c.; Kirchner, l. c.

⁴ So Nicotra in Bulletino della società botanica Italiana, 1898, p. 114 bis 115.

⁵ Zodda in Nuovo giornale botanico Italiano, IX (1902), p. 179 ff.

Rafflesiaceae.

Cytinus hypocistis L.

Untersucht wurden einerseits Exemplare aus dem Grazer botanischen Garten, welche von Dr. H. v. Guttenberg aus Brioni beschafft worden waren, andrerseits eine größere Anzahl von frischen Stücken aus Ajaccio in Korsika, welche von Dr. K. Micko gesammelt und von Dr. F. Netolitzky mir freundlichst überlassen wurden.

In der Literatur fand ich außer einer allgemeinen Bemerkung Delpino's¹ nur eine Angabe von Bargagli,² wonach Bombus pascuorum (Scop.) Ill. wiederholt als Blütenbesucher beobachtet wurde. Über den Bau der Blüten in biologischer Hinsicht war jedoch bis 1912 nichts bekannt. Ich nahm deshalb eine eingehende Untersuchung vor, deren Resultat ich hier mitteilen will. Erst nach Beendigung meiner Untersuchung erschien eine kleine Abhandlung von Hayek,³ welche aber, wie ich glaube, die folgende Darlegung doch nicht ganz überflüssig macht.

Die Außenseite der ganzen Blütenknospen wie auch die diese umgebenden Hochblätter sind überall mit zahlreichen Trichomen bedeckt (Hayek, l. c.), welche zwar sehr kurz sind und daher dem freien Auge kaum sichtbar werden, aber mit der Lupe als kegelförmige Papillen erscheinen. Sie haben meist ein etwas undeutlich abgesetztes Köpfchen; dieses tritt hauptsächlich wegen der Breite des Stieles wenig hervor. Die Trichome sind vielzellig⁴ und oft durch Anthokyan karminrot gefärbt; jedoch ist ihre Spitze stets farblos. Bei ausgebildeten Trichomen sieht man deutlich, daß sich an der Spitze das Sekret des Drüsenköpfchens anhäuft. Schon in frühen Entwicklungsstadien, welche vor der Differenzierung des Drüsen-

¹ Atti della società italiana di scienze naturali, XI, p. 300 (1868).

² Bulletino soc. bot. ital., 1900, p. 203-204.

³ Hayek, Über die Blütenbiologie von *Cytinus Hypocistis* L. Österr. botan. Zeitschrift, 1912, p. 238—240.

⁴ Chatin bildet diese Trichome von der Außenseite der Brakteen ab, ohne sie zu beschreiben (Anatomie comparée des végétaux, Plantes parasites, Pl. XCII, fig. 3' und 3".

köpfchens liegen, weisen die Trichome reichlich einen stark lichtbrechenden Inhalt auf. Ich vermute, daß diese Trichome dem Transpirationsschutz dienen, was allerdings nur dann zutreffen würde, wenn das Sekret reichlich genug abgesondert wird, um die ganze Oberfläche der Knospe zu bekleiden. Nebenher könnten diese Trichome auch aufkriechende Tiere am Besuch der Blüten hindern, da durch ihr Sekret die Oberfläche des ganzen Blütenstandes klebrig wird. An den Exemplaren des Grazer botanischen Gartens sah ich mehrere angeklebte Blattläuse!

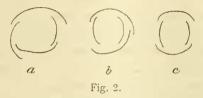
Auffallend variabel ist die Knospenlage des Perianthiums. Die meisten männlichen Blüten weisen jene Deckung auf, welche schon Eichler¹ abbildet (Textfig. 2c). Bei den weiblichen Blüten fand ich aber diese Knospenlage nur ausnahmsweise. Stets liegt in der Knospe der median hinten stehende Perianthzipfel zu äußerst; die anderen drei Zipfel decken sich an den weiblichen Blüten am häufigsten so, wie Textfig. 2a zeigt. Die in der Textfig. 2b dargestellte Knospenlage fand ich nur an einer weiblichen Blüte; sie kann beim Aufblühen offenbar in die für die männlichen Blüten charakteristische Knospenlage 2c übergehen. Dicht unter den Zipfeln des Perianthiums liegt in den weiblichen Knospen der Griffelkopf,2 den ich an den untersuchten Blüten acht- bis elflappig fand.3 In den männlichen Knospen deckt übrigens der median hinten stehende Perigonzipfel mit seiner Spitze (nicht seitlich!) die Spitze des median vorne stehenden Perigonzipfels (Fig. 3). An jüngeren Knospen sieht man, daß sich die beiden karminroten Vorblätter mit ihren Spitzen übereinander und über die Perigonzipfel legen; in einem noch früheren Stadium liegt auch noch die Spitze der Tragblätter der Blüte über den Spitzen der beiden Vorblätter.

¹ Eichler, Blütendiagramme, II, p. 535. Die Angabe Eichler's, daß ∗in den ♀ Blüten alles geradeso« sei, kann ich mit Rücksicht auf die Knospenlage des Perianthiums nicht bestätigen.

 $^{^2}$ Unter Griffelkopf verstehe ich das verbreiterte Ende der sogenannten Columna.

³ Schon in der Diagnose von Hooker (in De Candolle, Prodromus, XVII, p. 107) sind für *Cytinus hypocistis* 8 bis 10 Lappen des Griffelkopfes angegeben (*stigmate capitato 8-10 sulcato«).

Die Zahl der Antheren, welche nach Hooker (in De Candolle, Prodromus) acht sein soll, ist keineswegs konstant und geht bis 11 hinauf. Die Antheren sind oft ungleich groß; nicht selten findet man überzählige kleine Antherenfächer zwischen



Schema der Knospenlage des Perianthiums von $Cytinus\ hypocistis$. a,b von \cite{Q} , c von einer \cite{O} Blüte.

ihnen. Die Antheren entsenden nach oben weißliche, spitze Konnektivfortsätze, welche in der Knospe etwas konvergieren; zu ihnen gesellt sich im Zentrum die freie Spitze der Columna. Man sieht daher von oben eine mittlere Spitze und um sie

Schema der of Knospe von *Cytinus hypocistis*, von oben gesehen. a zeigt alle vier Perianthzipfel, bei b ist der median hinten stehende Zipfel entfernt.

herum im Kreise meist elf oder mehr Konnektivspitzen. Manchmal geht auch die Columna selbst in zwei bis drei Spitzen aus.¹

Längsschnitte der männlichen und weiblichen Blüte sind in dem bekannten Werke von Le Maout und Decaisne² abgebildet und von dort auch in »Die natürlichen Pflanzenfamilien«³ und in Engler's »Pflanzenreich«⁴ übergegangen. Diese

Ygl. auch Bernard in Journal de botanique, 1903, p. 174; Lotsy, Vorträge über botanische Stammesgeschichte, III, 1, p. 885.

² Traité général de botanique, p. 479.

³ Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, III. Teil, 1. Abteilung, p. 281.

⁴ Heft 5, p. 16 (Bearbeitung der Rafflesiaceae von Solms-Laubach).

Abbildungen sind etwas schematisiert, aber im allgemeinen richtig. Nur fand ich den Ringwulst oberhalb des Fruchtknotens in der weiblichen Blüte stets schärfer ausgeprägt und namentlich gegen den Fruchtknoten schärfer abgesetzt, so wie ihn Hayek, l. c., darstellt. Dieser Ringwulst ist morphologisch wohl als Diskusbildung aufzufassen; er besteht aus vier lebhaft rotbraun gefärbten drüsenartigen Teilen, welche in der weiblichen Blüte, von oben gesehen, halbmondförmig und weit voneinander getrennt sind, während sie in der männlichen Blüte dicht aneinander schließen. Von außen ist dieser rotbraune Diskusring nur dann sichtbar, wenn man durch die vier Spalten zwischen den Scheidewänden, welche die Columna mit dem Perianthium verbinden, von oben hineinblickt. Da die von Bargagli beobachteten Hummeln jedenfalls durch diese vier Spalten in das Innere der Blüten eindringen, so lag der Gedanke sehr nahe, daß dieser Diskusring Nektar absondert. Es war mir aber an dem mir zur Verfügung stehenden Material nicht möglich, eine Absonderung von Nektar nachzuweisen. Die Senft'sche Zuckerreaktion, welche kurz vorher bei Galanthus nivalis sehr klare Resultate ergeben hatte, versagte bei dem Cytinus des Grazer botanischen Gartens vollständig. Da jedoch Hayek, der die Pflanze an ihrem natürlichen Standorte untersuchen konnte. reichliche Absonderung von Honig beobachtete und die von Bargagli gemachte Beobachtung, daß die Blüten von Hummeln besucht werden, mit dieser Angabe Havek's im besten Einklange steht, so will ich trotz der negativ ausgefallenen Zuckerreaktion die Deutung des Ringwulstes als Nektarium anerkennen.1 Die anatomische Untersuchung des Ringwulstes ergab, daß unter der Epidermis desselben mehrere Lagen von Zellen vorkommen, welche mit gelbbraunen Kugeln erfüllt sind. Eine nähere Untersuchung dieser Körper nahm ich nicht vor.

Beim Schneiden der *Cytinus*-Blüten, übrigens auch beim Abschneiden des ganzen Blütenstandes, fällt der schleimigfadenziehende Inhalt der Zellen schon makroskopisch sehr auf;

¹ Schon Bernard (l. c., p. 169) bezeichnet die vier Teile des Ringwulstes als »glandes nectarifères«. Da aber derselbe Autor bei *Cytinus* Parthenogenese vermutet (siehe unten, p. 993), so könnte man an funktionslos gewordene, reduzierte Nektarien denken.

er macht sich auch beim Präparieren unangenehm bemerkbar. Der Schleim hat offenbar die Aufgabe der Wasserspeicherung; denn zur Zeit der *Cytinus*-Blüte (Frühling!) ist die Regenmenge im Mediterrangebiet meist sehr gering und daher die Austrocknungsgefahr groß.

Die Lage der Trichome, welche sich im Innern der Cytinus-Blüte finden, hat Hayek zwar schematisch, aber im wesentlichen richtig abgebildet. An den schon erwähnten Abbildungen von Le Maout und Decaisne sind zwar diese Trichome auch angedeutet, aber nicht genauer dargestellt. Namentlich ist dort nicht sichtbar, daß diese Trichome nicht nur an der Innenseite der Perianthröhre, sondern auch von der Columna entspringen und daher mit ihren Spitzen gegeneinander gerichtet sind.1 Es ist beachtenswert, daß diese Trichome in beiderlei Blüten zwischen dem vermutlich nektarabsondernden Ringwulst und dem erweiterten (Antheren, beziehungsweise Narben tragenden) Teil der Columna auftreten. Der Bau dieser Trichome ist dem der außen an den Blüten vorhandenen ähnlich; sie sind ebenfalls vielzellig und tragen oft ein deutliches Drüsenköpfchen. Jedoch sind die im Innern der Blüte befindlichen Trichome durchschnittlich viel länger und schlanker als die außen befindlichen. Die an der Columna entspringenden Trichome sind meist die längsten und bestehen aus sehr zahlreichen Zellen (Taf. I, Fig. 7).

Die vier Zugänge zum Innern der Blüte² sind sehr eng. Der Zwischenraum zwischen dem erweiterten Teil der Columna und der Perianthröhre ist nicht groß. Da nun die Antheren nach außen aufspringen und die Narben an der Außenseite des Griffelkopfes liegen, so ist es klar, daß eine den Rüssel in die Blüte versenkende Hummel mit dem Kopfe an die Antheren, beziehungsweise an die Narben anstreifen wird (Hayek, l. c.). Die Trichome verengern jedenfalls auch den Zugang zum Blüteninnern noch mehr. Außerdem dürfte in den männlichen Blüten der etwa aus den Antheren herausgefallene Pollen von diesen

¹ Auch die Abbildungen von Chatin (l. c., Pl. XC bis, Fig. $a \nearrow a$, a ? und a ?) zeigen die Behaarung nicht ganz den Tatsachen entsprechend.

 $^{^2\ {\}rm Hayek}$ spricht nur von einem »schmalen zylindrischen Spalt« und erwähnt die vier Scheidewände gar nicht!

Trichomen aufgefangen werden und daher nicht in den Blütengrund hinabfallen, wo er nutzlos wäre.

Wie erwähnt, verbinden vier Lamellen die Perianthröhre mit der Columna. Man sieht daher, wenn man einen Querschnitt durch die Blüte zwischen dem erwähnten Ringwulst und dem erweiterten Teil der Columna macht, vier von Trichomen ausgekleidete Fächer (Taf. I, Fig. 6). Da diese Trichome auch noch ein klebriges Sekret absondern, dürfte das Hineinkriechen in den Blütengrund kleineren Insekten ziemlich erschwert sein (Hayek, I. c.).

Unter dem Griffelkopf verläuft eine rote Linie rings um die Columna. Ferner zeigen sich am Querschnitt auch die Zwischenräume zwischen den einzelnen Lappen des Griffelkopfes als rot gefärbte Radiallinien. Die Rotfärbung rührt von gelöstem Anthokyan her. Eine biologische Bedeutung wird dieser Färbung gewiß nicht zukommen. An der Außenseite tragen die Lappen des Griffelkopfes keulige Papillen.

Die Pollenkörner sind sehr zahlreich, rundlich und glatt, was für eine entomophile Pflanze ungewöhnlich ist. An dem Material aus Korsika waren viele geschrumpft, was aber vielleicht dem Aufblühen nach tagelanger Aufbewahrung zuzuschreiben ist.

Die Tragblätter der Blüten waren sowohl bei den Pflanzen aus Brioni als auch bei jenen von Korsika karminrot, die Blüten weißlich, der Griffelkopf hellrosa. Nach der Diagnose von Solms-Laubach² wären daher beide Pflanzen der var. kermesinus Guss. zuzurechnen, wenn man von dem Merkmal »perigonio albido glaberrimo« absieht. Nach Arcangeli³ wären aber die Blüten der var. kermesinus rot, nach Hooker (l. c.) wäre bei dieser Varietät die Columna »glaberrima«, was beides nicht zutrifft. Es scheint demnach, daß die Abgrenzung der Varietäten des Cytinus hypocistis L. noch weiterer Untersuchungen bedarf. Nach den Angaben von Arcangeli (l. c.) kommt die var. kermesinus nur auf rotblühenden Cistus-Arten

¹ Hooker (l. c.) beschreibt das *stigma« als *granulatum«.

² In Engler's »Pflanzenreich«, 1. c.

³ Compendio della flora italiana, ed. 2, p. 225.

vor. Die Exemplare des Grazer botanischen Gartens wachsen auch tatsächlich auf *Cistus villosus* L. Hingegen ist mir die Wirtpflanze der korsikanischen Exemplare nicht bekannt geworden.

Es sei schließlich darauf hingewiesen, daß es Bernard (l. c., p. 178) niemals gelungen ist, bei *Cytinus* Pollenschläuche zu sehen, so daß möglicherweise eine parthenogenetische Entwicklung stattfindet. Ist das richtig, so haben natürlich die der Bestäubung dienenden Blüteneinrichtungen für die Pflanze gar keine Bedeutung, wie dies z. B. auch bei jenen Compositen der Fall ist, für welche Parthenogenese nachgewiesen wurde. Die *Taraxacum*-Köpfchen werden stets von zahlreichen Insekten besucht, weil sie trotz der Parthenogenese Schauapparat und Nektar ebenso ausbilden wie die anderen ligulifloren Compositen. Solche Fälle sind interessant, weil sie zeigen, daß nutzbringende Eigenschaften sehr oft auch dann noch erblich festgehalten werden, wenn sie längst keine Bedeutung mehr haben.

Nach Angabe älterer Autoren (Brongniart, 1824, sec. Bernard, l. c., p. 170) ist Cytinus zumeist ganz steril; jedenfalls sind reife Samen relativ selten zu finden.

² Vgl. die Literaturangaben in Wettstein's Handbuch der systematischen Botanik, 2. Auflage, p. 772.

Tafelerklärung.

Fig. 1 bis 5. Serapias cordigera L.

- Fig. 1. Blüte mit Tragblatt, von der Seite gesehen.
- Fig. 2. Angeschnittene Blüte nach Entfernung der fünf den Helm bildenden Perigonblätter; daneben das herausgehobene Pollinarium.
- Fig. 3. Blüte, von vorne gesehen.
- Fig. 4. Honiglippe, von vorne gesehen.
- Fig. 5. Ein Trichom von der Honiglippe (Vergr. zirka 100); daneben die Spitze eines solchen Trichoms (Vergr. zirka 250).

Fig. 6 bis 7. Cytinus hypocistis L.

- Fig. 6. Querschnitt durch eine on Blüte zwischen Antherenkopf und Diskusring (Vergr. zirka 5).
- Fig. 7. Ein Trichom von der Columna einer of Blüte (Vergr. zirka 40).